ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Versuche über den Ausgleich des Gasdruckes in den Geweben der Pflanzen.

Von **Julius Wiesner.**

Die Lehre von dem Durchgang der Gase durch die Pflanze weist noch viele und grosse Lücken auf. Selbst jener Theil dieses Gebietes der Pflanzenphysiologie, welcher sich mit den Druckverhältnissen der Gase in den Gewächsen und ihren Theilen beschäftigt, ist weit davon entfernt, genügend und dem heutigen Standpunkte der Physik gemäss bearbeitet zu sein. Und doch sollte man dies voraussetzen. Denn gerade dieser Theil der Lehre von der „Durchlüftung" ist der einfachste, elementarste, weil die offenbar schwer zu erfassende Beziehung verschiedener Gase zur vegetabilischen Zellmembran oder richtiger gesagt zu den verschiedenen Arten von Zellmembranen und zum Zellinhalte dabei nicht in Betracht kömmt. Merkwürdigerweise wurde gerade dieser Partie der Durchlüftungslehre die grössere Aufmerksamkeit zugewendet.[1]

Dass der Druck der in den Geweben auftretenden Gase bald grösser bald geringer ist als der atmosphärische Druck, ist lange bekannt. Wie diese Druckunterschiede zu Stande kommen, blieb bis jetzt ebenso unerledigt wie die Frage über die Art des Druckausgleichs in den Zellen, Geweben und Organen.

Mit der letzteren Frage hatte ich mich die letzten Monate hindurch eifrigst beschäftigt. Allein ich ging an diese Arbeit nicht in der Absicht, einen Beitrag zur Lehre von der Durchlüftung zu liefern, als vielmehr um für meine Vorlesungen über experimentelle

---

[1] Vergl. z. B. die ausgedehnten Arbeiten N. J. C. Müller's über Gasdiffusion in der Pflanze. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VI. u. VII.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Pflanzenphysiologie einige leicht anzustellende Experimente zu gewinnen, welche die Betheiligung der Zellmembran, der Intercellulargänge und der Spaltöffnungen beim Druckausgleich in der Pflanze den Zuhörern anschaulich machen sollen. Dieser Zweck ist nunmehr erreicht. Da ich aber bei dieser Gelegenheit eine Reihe von neuen Thatsachen kennen lernte, welche, wie ich glaube, für die Lehre von der Durchlüftung der Pflanze von einiger Bedeutung sind, so stelle ich dieselben in dieser kleinen Abhandlung zusammen. Bei der geringen Erfahrung, die uns derzeit über den Druckausgleich in der Pflanze zur Verfügung steht, dürfte diese Arbeit — so fragmentarisch sie erscheinen mag — der Veröffentlichung werth sein.

Verbindet man die derzeitigen phytotomischen Kenntnisse mit den physikalischen mit Rücksicht auf den Druckausgleich in den Geweben der Pflanze, so erkennt man von vornherein folgende Möglichkeiten für den Druckausgleich.

a) Bei geschlossenen Geweben (lenticellenfreie Peridermstücke, spaltöffnungsfreie Epidermen, Hypoderm zum Theil) kann der Druckausgleich nur durch die Zellwand erfolgen und zwar in jenen Formen der Diffusion, die als Effusion, Absorption und Transpiration bekannt sind.

b) In Geweben hingegen, in welchen zwischen den Zellen capillare, miteinander communicirende Intercellulargänge auftreten (die meisten Parenchyme), erfolgt der Druckausgleich entweder bloss durch Transpiration oder nebenher auch in den andern unter *a)* angegebenen Formen der Diffusion.

c) Für Häute, welche wie die spaltöffnungsführende Oberhaut von feinen Löchern durchsetzt sind, ist es im hohen Grade wahrscheinlich, dass der Druckausgleich entweder durch Effusion allein oder nebenher auch in einer andern unter *a)* angegebenen Diffusionsform vor sich geht.

Alle diese Möglichkeiten wurden so viel als thunlich experimentell durchgeprüft.

Ehe ich an die Darlegung meiner Versuche gehe, sei es gestattet, die gebrauchte Terminologie zu präcisiren.

Das Wort Diffusion gebrauche ich hier, um meine Darstellung möglichst zu vereinfachen, im engeren Sinne, als eine Mischung chemisch verschiedenartiger Gase, welche unter

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

gleichem Drucke stehen, ob dieselben durch Scheidewände getrennt sind oder nicht.

Unter Effusion versteht bekanntlich die moderne Physik den Ausgleich zweier verschiedener Gase durch eine feine Öffnung in dünner Wand oder das Einströmen eines Gases durch eine solche Öffnung in den luftleeren Raum. Wenn hier von Effusion die Rede ist, so ist darunter ein Ausgleich zweier Gase zu verstehen, die chemisch gleich oder verschieden sind, die aber unter verschiedenem Drucke stehen und bei denen das Einströmen durch feine Öffnungen in dünnen Membranen erfolgt.

Mit dem Worte Transpiration belegt man den Durchgang von Gasen durch Capillaren. Hier ist darunter nur ein Ein-, beziehungsweise Ausströmen von chemisch gleichen, aber unter verschiedenem Drucke stehenden Gasen durch Capillaren zu verstehen. Das Wort Transpiration ist bekanntlich in der Pflanzenphysiologie für eine ganz andere, als die genannte Erscheinung vergeben und muss desshalb mit besonderem Hinweis auf seine Bedeutung gebraucht werden. Da in dieser Abhandlung Missverständnisse nicht zu besorgen sind, so ist hier kurzweg von Transpiration in dem angegebenen Sinne die Rede. Doch dürfte es sich, da der eingebürgerte Ausdruck Transpiration (= Verdunstung, Evaporation) nicht leicht auszumerzen ist, vielleicht empfehlen, für die in Rede stehende Diffusionserscheinung das Wort Gastranspiration oder ein ähnliches zu gebrauchen.

Unter Absorption ist hier nach Graham ein Durchgang von Gasen durch colloidale Membranen zu verstehen, welche bezüglich der Geschwindigkeit unabhängig von der Dichte des Gases ist und welche nach der heute geltenden, von dem genannten Forscher motivirten Vorstellung darin besteht, dass das Gas beim Durchgang durch die colloidale Wand den flüssigen Aggregatzustand annimmt. Bekanntlich haben N. J. C. Müller[1] und Barthelemy[2] einige Arten von Zellmembranen in dieser Beziehung untersucht, und ist letzterer zu dem Resultate gelangt, dass die Cuticula von Blättern *(Begonia)* sich bezüglich des Durchgangs der atmosphärischen Gase wie eine Kautschukmembran

[1] L. c.

[2] Ann. des sciences nat. V. Sér. T. XIX. p. 131 ffd.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

verhält, nämlich Kohlensäure rascher als Stickstoff und Sauerstoff durchlässt. Ersterer[1] fasst den Vorgang des Auftretens der Gase durch vegetabilische Membranen anders auf und lässt es unentschieden, ob diese Erscheinung ein reiner Diffusionsvorgang auf Grund der molekularen Beweglichkeit der freien Gasmoleküle oder ein gemischter Vorgang sei, bei dem ein Theil der Gasmoleküle verflüssigt die Membran passirt, ein anderer die Molekularcanäle der Zellwand frei durchfliesst.

Im Nachfolgenden wird der Ausdruck Druckfiltration der Gase mehrfach gebraucht. Es geschieht dies lediglich einer bequemeren Darstellung halber. Ich verstehe unter Druckfiltration der Gase ganz allgemein ein Ein-, beziehungsweise Ausströmen von Luftarten in Geweben oder aus Geweben in Folge von Druckunterschieden der äussern und innern Luft. Der Sinn der betreffenden Sätze wird es stets klar machen, ob darunter ein seiner näheren Natur noch unbekannter, auf die Art des Durchtrittes der Gase erst zu prüfender Vorgang zu verstehen ist oder ein gemischter Vorgang, bei welchem beispielsweise gleichzeitig Transpiration und Absorption betheiligt sind.

1.

Versuche mit Periderm.

Die Versuche wurden mit dem Kork der Korkeiche und mit dem Periderm der Kartoffel angestellt.

Anfänglich benützte ich Korkplatten, welche eine Dicke von 0·5 Mm. hatten, die ich auf 25 Ctm. hohen Glasröhren mit Siegellack luftdicht aufsetzte und dem Überdrucke einer 20 Ctm. hohen Quecksilbersäule aussetzte, indem ich die Glasröhre mit dem offenen Ende 20 Ctm. tief in Quecksilber einsenkte und hierauf fixirte.

Dieser rohe Vorversuch lehrte, dass Korkplatten von der angegebenen Dicke bei dem angewendeten Drucke keine Luft hindurchlassen, wenn die die Platte begrenzenden Tafelflächen dem Querschnitte oder dem radialen Längsschnitte des Periderm-

---

[1] l. c. VII. p. 182.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

gewebes entsprachen, aber stets für Luft durchgängig waren, wenn diese Flächen mit dem tangentialen Längsschnitte zusammenfielen. Dieses verschiedene Verhalten findet seine Erklärung darin, dass die fortwachsenden Lenticellen in radialer Richtung angeordnet sind und im gewöhnlichen Korke nur als vollkommene oder locker von Gewebsresten ausgefüllte Löcher auftreten.

Diese Beobachtung stimmt mit einer lange bekannten, aber nicht immer beachteten Erfahrung überein, der zufolge die grossen Pfropfe — die wegen der begrenzten Dicke der natürlichen Korkkrusten stets senkrecht zur natürlichen Oberfläche geschnitten sind — häufig schlecht, niemals aber so gut als die kleinen, parallel zur Axe des Stammes aus dem natürlichen Kork geschnittenen Pfropfe schliessen.

Dieses Verhalten gibt einen Fingerzeig, wie behufs Prüfung der Luftdurchlässigkeit der Korkzellmembran die zum Versuche zu benützenden Platten zu schneiden seien. Es musste als Schnittfläche die Tangentialfläche vermieden werden.

Die mit den radial oder quer geschnittenen Platten angestellten Versuche wurden aber noch in zweckmässiger Weise dahin abgeändert, dass ich diese Platten als Verschluss der Öffnung einer T-Röhre aus Glas aufkittete, den queren Arm dieser Röhre mit einem Kautschukschlauch in Verbindung setzte, Quecksilber aufsaugte, so dass die Versuchsplatte aussen von der Atmosphäre, innen von einer Luft berührt wurde, welche unter einem leicht zu messenden Minderdruck stand. Die in Folge des Einströmens der Luft in den inneren Gasraum eintretende Druckänderung konnte bei dieser Art der Versuchsanstellung leicht und mit wünschenswerther Sicherheit festgestellt werden.

Die T-Röhre hatte eine Länge von circa 25 Ctm., einen inneren Durchmesser von 4 Mm. Etwa 4 Ctm. von dem einen Ende entfernt war ein kurzes ebenso weites Querrohr angeschmolzen, welches mit einem fest anschliessenden Kautschukschlauch in Verbindung gesetzt wurde. Zum Absperren des Kautschukschlauchs diente eine gute Schraubenklemme, welche, um ein Eindringen von Luft durch den Kautschuk zu verhindern, knapp hinter dem Querrohr angesetzt wurde. Vom Ansatzrohre ging in einer Strecke von etwa 20 Ctm. eine Millimetertheilung bis zum untern Ende der Röhre. Wurde die Röhre über Queck-

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

silber vertical aufgestellt, die obere — dem Ansatzrohre näher gelegene — Öffnung mit einem Gypspfropf und sodann mit feinem nicht sprödem Siegellack sorgfältigst verschlossen und Quecksilber bis zu einer Höhe von 20 Ctm. hinaufgesaugt, so hielt sich die Quecksilbersäule wochen-, manchmal sogar monatelang in gleicher Höhe, nur vom Barometerstande und der Temperatur in ihrem Stande alterirt.[1]

Wurde auf die obere Öffnung der T-Röhre eine Korkplatte von 0·1 Mm. luftdicht aufgesetzt, so änderte sich bei Anwendung eines Minderdruckes von 20 Ctm. der Stand des Quecksilbers innerhalb einiger Wochen nicht. Später sank häufig das Quecksilber, und dann gewöhnlich ziemlich rasch, offenbar, weil der Siegellackverschluss nicht mehr hielt. Ich überzeugte mich hiervon indess durch den directen Versuch, denn nach Herstellung eines neuerlichen soliden Verschlusses blieb die Quecksilbersäule wieder längere Zeit constant auf der gleichen Höhe.

Schon diese Versuche liessen mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen, dass jede einzelne Peridermzelle des Korkes, ja sogar die Wand einer solchen Zelle unter den gegebenen Druckverhältnissen für Luft undurchlässig oder ausserordentlich schwer durchlässig sei. Um dies möglichst sicher feststellen zu können, wendete ich Korkplatten von möglichster Dünnheit an und vergrösserte sodann noch die Druckdifferenz.

Schnitte durch Kork von Zelldicke herzustellen, ja selbst noch dünnere wird dem geübten Anatomen keine allzugrossen Schwierigkeiten bereiten; allein solche Schnitte werden vor allem nicht die gewünschte Oberflächengrösse haben, auch nicht den nöthigen Grad von Gleichmässigkeit. Hingegen gelingt es leicht aus guten Korksorten, namentlich mit Zuhilfenahme des Mikrotoms Querschnitte zu bekommen, welche bei einer Dicke von 0·05 — 0·07 Mm. den gewünschten Grad von gleichmässiger Dicke besitzen und zum Versuche immer geeignet sind, wenn sie bei der mikroskopischen Vorprüfung sich als völlig lückenlos erwiesen haben. Ich habe zahlreiche derartige Schnitte ange-

---

[1] Wenn in der Folge von einer T-Röhre die Rede ist, so ist immer darunter ein Apparat von der angegebenen Form und den bezeichneten Dimensionen zu verstehen.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

fertigt und aus diesen die homogensten ausgewählt, nämlich solche, welche ihrer ganzen Fläche nach aus zwei, beziehungsweise drei übereinanderliegenden Zellflächen bestanden.

Die luftdichte Aufpassung solcher zarter Korkplatten gelingt bei aller Sorgfalt nicht immer; am besten noch in folgender Weise. Das obere Ende der Röhre wird sorgfältig abgeschliffen, heiss gemacht, geschmeidiges Siegellack feinster Sorte rundum angeschmolzen, und nun wird das Glasrohr, während der Lack noch schmilzt, auf das auf eine Korkunterlage gebrachte Korkplättchen unter nicht zu starkem Drucke senkrecht aufgestellt. Der noch schmelzende Lack legt sich an die frei gebliebene Fläche der Korkplatte in der Regel so an, dass der Verschluss ein völlig dichter ist.

Solche dünne Korkplatten setzte ich einem Minderdrucke von 20 Ctm. Quecksilber aus und viele derselben — nämlich alle diejenigen, bei denen das völlig luftdichte Aufsetzen auf die Glasröhre gelang — hielten wochenlange völlig luftdicht.

Eine dieser Platten hielt vom 13. Februar bis 21. März, also durch fünf Wochen; ich benützte sie zu dem folgenden Versuche. Ich verband das untere Ende des Rohres mittelst Kautschuk luftdicht mit einer gleichweiten Glasröhre und verminderte durch sorgfältige Füllung und Öffnung der Röhre unter Quecksilber den inneren Druck so weit, dass die Quecksilbersäule eine Höhe von 45 Ctm. erreiche. Auch diese Säule hielt sich durch einige Minuten auf völlig gleicher Höhe, fiel aber dann plötzlich, da in Folge des zu starken äussern Druckes das Plättchen einriss.

Das durchrissene Plättchen wurde zwischen Hollundermark durchschnitten, um die Zahl der übereinanderliegenden Zellschichten und die Dicke der zugehörigen Zellwände messen zu können. Die Dicke des Plättchens betrug 0·052 Mm. und setzte sich aus zwei Zellschichten zusammen.

Die Dicke je zweier zusammenhängender Zellmembranen betrug 0·0012 Mm. Der Dicke nach lagen in dem Korkplättchen drei Doppelmembranen, die eine gesammte Dicke von 0·0036 Mm. besassen. Dieses ausserordentlich dünne Korkplättchen war bei einem Druckunterschied von 310 Mm. Quecksilber für Luft undurchlässig.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Ein Korkplättchen von 3 Zellen Dicke lässt, wie ich mich durch folgenden Versuch überzeugte, selbst bei einem Druckunterschied einer vollen Atmosphäre keine Luft durchströmen. Es wurde ein überbarometerlanges Glasrohr an einem Ende mit fein durchstochenem Hollundermarke verstopft und das Korkplättchen in der früher angegebenen Weise luftdicht aufgesetzt. Das fein durchstochene Hollundermark setzte dem Eindringen der Luft absolut keinen Widerstand entgegen; es diente dem Korkplättchen nur als Widerlage gegen den Druck der äussern Luft. Das Rohr wurde völlig mit Quecksilber gefüllt und mit dem freien Ende unter Quecksilber geöffnet. Das Korkplättchen grenzte also einerseits an die Atmosphäre, andererseits an einen luftleeren Raum. Dennoch hielt sich das Quecksilber durch einige Minuten auf Barometerhöhe, sank aber dann rasch, offenbar, weil der Verschluss bei dem grossen äussern Drucke bald aufhörte luftdicht zu sein.

Aus diesem Versuche kann mit der grössten Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, dass die Membran der Korkzellwand unter den angegebenen Druckverhältnissen für Luft undurchlässig ist, und dass durch diese Korkzellen ein Ausgleich des inneren Gasdruckes mit dem Atmosphärendrucke nicht einzutreten vermag.

Die Versuche mit den Korkschalen der Kartoffeln gaben nicht so präcise Resultate, da die verwendeten Korkhäute, wahrscheinlich in Folge von Zusammenziehung beim Austrocknen, regelmässig nach Verlauf von 2—5 Stunden einrissen. Innerhalb dieser Zeit behielt aber die aufgesaugte Quecksilbersäule völlig ihre Höhe.

Es sei erlaubt, einen der angestellten Versuche genauer zu beschreiben.

Zum Versuche wurden Kartoffeln mit möglichst unverletzter Schale gewählt, ein Stück der letzteren sammt unterliegendem Phellogen und anhaftendem Parenchym abgeschält und alles bis auf das Periderm mit einem Schaukelmesser (Skalpell mit abgerundeter Schneide) behutsam abgeschabt. Die so vorbereitete Korkhaut wurde auf Kork aufgelegt und die Befestigung mittelst Siegellack in der oben angegebenen Weise vorgenommen. Das Quecksilber wurde bis auf eine Höhe von 20 Ctm. in die Höhe gesaugt, der Quetschhahn geschlossen und der Stand der Queck-

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

silbersäule abgelesen. Nach dem Einreissen der Korkhaut wurde dieselbe zwischen Hollundermark geschnitten und der Schnitt mikroskopisch untersucht. Es zeigte sich, dass der Peridermlage kein Phellogen anhaftete, dass die Dicke desselben etwa 0·04—0·06 Mm. betrug und sich aus 5—6 Zelllagen zusammensetzte. Die Dicke der Doppelzellwand betrug im Mittel 0·0022 Mm., so dass die reelle Wanddicke der ganzen Korkhaut etwas über 0·01 Mm. betrug.

Es ist somit auch das Periderm der Kartoffel für atmosphärische Luft selbst bei beträchtlichen Druckdifferenzen undurchlässig.

Ob die am Periderm der Korkeiche und der Kartoffel gewonnenen Resultate ohne weiters auf alle übrigen Periderme übertragen werden können, soll einstweilen noch dahingestellt bleiben. Jedenfalls geht aber aus den angeführten Versuchen hervor, dass es Gewebe gibt, welche selbst bei beträchtlichen Druckunterschieden einen Durchgang der atmosphärischen Gase nicht gestatten.

Damit soll natürlich nicht gesagt sein, dass in diesen Geweben nicht bestimmte Regionen dem Luftdurchtritte dienlich sind. Es ist dies im Grunde schon oben angedeutet worden, indem nämlich darauf hingewiesen wurde, dass durch tangential geschnittenen Kork Luft leicht hindurch geht. Übrigens theile ich hier einen Versuch mit, in welchem entgegen der heutigen Anschauung[1] gezeigt wird, dass die im Periderm auftretenden Lenticellen selbst im Winter nicht völlig luftdicht geschlossen sind.

Von einem Hollunderzweig wurde im Monat December ein Stück abgeschnitten, welches etwa 1 Ctm. Durchmesser und 2 Ctm. Höhe hatte und auf eine T-Röhre luftdicht aufgesetzt. Der Verschluss war mit sehr leicht schmelzbarem Siegellack gemacht, und es ging dasselbe bis über den Rand des Periderms. Die obere Schnittfläche des Zweigstückes wurde völlig verschlossen. Das Quecksilber stand 20 Ctm. hoch in der Röhre. Nach 7 Minuten 15 Secunden war das Quecksilber von 20 auf 19 Ctm. gefallen. Nunmehr wurden die Lenticellen, im Ganzen 9, mit dem später

[1] Vergl. Stahl: bot. Zeitschr. 1873, p. 312—314.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

öfter zu erwähnenden Jolly'schen Kitt verschlossen. Jetzt brauchte es 21 Minuten 11 Secunden bis das Quecksilber von 20 auf 19 Ctm. sank. Hieraus geht hervor, dass die Lenticellen in der genannten Zeit für Luft durchlässig sind und auch durch das übrige Periderm etwas Luft gegangen ist, zweifellos aber nur in Folge feiner Risse. Der Versuch wurde im Jänner und Februar mit gleichem Erfolge wiederholt. Man sieht, dass die Lenticellen beim Hollunder auch den Winter über nicht völlig geschlossen sind. Dieselben Zweigstücke wurden später auf den kürzern Schenkel einer U-Röhre aufgesetzt, einem starken Überdrucke von Quecksilber ausgesetzt und unter Wasser getaucht, kurz es wurde ganz in derselben Weise vorgegangen, wie es Stahl (l. c.) beschrieb. Ich fand in Übereinstimmung mit Stahl, dass keine Luftblasen aus den Lenticellen hervordrangen. Wie sich später herausstellen wird, ist dieses Verhalten, trotz der Luftdurchlässigkeit der Lenticellen, ganz erklärlich. Das Wasser imbibirt die Zellwände des Füllgewebes der Lenticellen und verstopft die engen nach aussen mündenden capillaren Intercellulargänge, wodurch der Austritt der Luft aus dem Gewebe stärker gehemmt wird, als das Einströmen der Luft in meinem oben beschriebenen Versuche.

2.

Versuche mit Parenchym.

Bei der Mittheilung meiner mit Peridermen angestellten Versuche war es nicht nöthig, auf den anatomischen Bau dieser Gewebe näher einzugehen. Denn selbst wenn ein Durchgang der Luft durch diese Gewebe zu constatiren gewesen wäre, so hätte schon von vornherein kein Zweifel darüber obgewaltet, welchen Weg die Gasmoleküle genommen haben, um durch die Korkmembran in die T-Röhre einzuströmen. Da die benützten Periderme nämlich aus so gut wie gleichartigen Elementen zusammengesetzt sind, welche ohne alle Intercellularen, also vollkommen dicht aneinanderschliessen, so hätten die durch das Periderm eintretenden Luftmoleküle ihren Weg durch die Zellwand selbst nehmen müssen.

Anders ist es beim Parenchym. Hier sind Intercellulargänge zwischen den Zellen vorhanden, und wenn Luft in Folge von Druck durch ein solches Gewebe hindurchfiltrirt, so können die Gasmoleküle ihren Weg entweder durch die Zellwand selbst,

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

oder durch die zwischen den Zellen liegenden Gänge oder durch beide nehmen. Es ist desshalb nothwendig den Bau des Parenchyms, die Form und Grösse seiner Zellen, Dicke und Beschaffenheit der Zellmembran, Gestalt, Grösse und Vertheilung der Intercellulargänge näher in Betracht zu ziehen. Ein Eingehen in die histologische Zusammensetzung des zur Untersuchung verwendeten Parenchyms ist aber noch aus einem anderen Grunde nothwendig; es wird sich nämlich im Laufe meiner Darstellung ergeben, dass bei der Druckfiltration der Luft durch Hollundermark sich selbst unter scheinbar gleichen Verhältnissen sehr bedeutende Unterschiede in den Zeiten ergeben, in welchen bestimmte Druckdifferenzen ausgeglichen werden, ein Verhalten, das, wie unten gezeigt werden wird, auf anatomische Eigenthümlichkeiten des verwendeten Gewebes zurückzuführen ist.

Meine Versuche wurden mit Hollundermark angestellt; ich will desshalb die Morphologie dieses Gewebes eingehender darlegen. Das Hollundermark setzt sich, wie bekannt, aus polyedrischen mit mehr oder minder gewölbten Flächen versehenen Zellen zusammen, die zwischen sich kleine im Querschnitte dreiseitige Intercellulargänge aufnehmen. Die an das Holz anschliessenden Parenchymzellen sind klein im Vergleiche zu den übrigen, parallel zur Axe des Internodiums gestreckt, während die übrigen Zellen sehr deutlich, häufig sehr stark quergestreckt sind. In der Peripherie liegen die bekannten mit Harz erfüllten Schläuche, die uns hier nicht näher interessiren, da bei den von mir verwendeten Markstücken die Region, welche diese Schläuche enthält, entfernt wurde, was sich makroskopisch ohne jede Schwierigkeit thun lässt.

Die Parenchymzellen haben die Gestalt von senkrecht zur Stammaxe stark plattgedrückten Rhombendodekaëdern, welche nach oben und unten eine Fläche kehren. Die Höhe der Zelle verhielt sich zur Breite nicht selten wie 1 : 2 bis 1 : 3. Wie schon erwähnt, sind die Flächen dieser Zellen abgerundet, auch keineswegs im Gleichgewicht, so dass die durch diese Zellen geführten Querschnitte mehr oder minder unregelmässig erscheinen. Die Grösse dieser Zellen ist eine sehr variable und richtet sich, so viel ich gesehen habe, nach der Stärke der Ausbildung des Gesammtgewebes. Erreicht das Mark nun eine Dicke von 3—4 Mm., so sind die Parenchymzellen klein; steigt hingegen dieser Durch-

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

messer bis auf 12—15 Mm. oder gar darüber, so zeigen sich die Zellen auch auffallend grösser. So fand ich im schwach entwickelten Marke die Querdurchmesser der Zellen höchstens bis auf 0·136 steigen, während sie im kräftig ausgebildeten Marke eine Länge von 0·331 erreichten. Die Zellwände haben eine Dicke von beiläufig 0·0015 Mm. Sie sind mit unbehöften Tüpfeln (Poren) versehen, deren Wanddicke schätzungsweise 0·0003 Mm. betragen dürfte. Die Poren sind an allen Flächen der Zellen anzutreffen, und zwar unregelmässig über die Wände hingestreut. Die an den Seitenwänden liegenden Poren sind in der Regel gross und fast immer deutlich quergestreckt, häufig 0·0117 Mm. breit, die auf der oberen und unteren Fläche gelegenen Poren hingegen meist sehr klein, oft nur 0·003 Mm. im Durchmesser haltend, bei mittlerer Vergrösserung punktförmig, bei sehr starker spaltenförmig und quer gestreckt erscheinend. Unter den kleinen (unbehöften) Tüpfeln kommen nicht selten solche mit gedrehtem Porus vor, welche bei Einstellung auf die Mitte gekreuzt erscheinen. Zwischen den Zellen laufen, entsprechend den Kanten eines Rhombendodekaëders die im Durchschnitte stets dreiseitigen Intercellulargänge, welche von Flächen begrenzt werden, die einem Ikositetraëder entsprechen.

Es ist somit ersichtlich, dass alle Intercellulargänge des Markes ein zusammenhängendes Netz von Canälen bilden. Diese Canäle sind Capillaren von sehr verschiedener Weite. Gewöhnlich misst die Seite des den Querschnitt bildenden Dreieckes 0·003 bis 0·005 Mm. Ich sah sie aber bis auf 0·014, ja in einzelnen Fällen bis auf 0·024 Mm. steigen. In demselben Gewebe sind aber an einzelnen Stellen diese Gänge so ausserordentlich schmal, dass es schwer ist, sie als Zwischenräume zwischen den Zellen zu erkennen. Im Allgemeinen sind die auf dem Querschnitte erscheinenden Intercellularräume etwas kleiner als die auf den Längsschnitten sichtbar werdenden.

Von lufttrockenem 1·5 Ctm. dickem Hollundermark wurde ein 1 Ctm. hohes Stück abgeschnitten, die äussere Partie, welche die Schläuche, das kleinzellige Parenchym und Spuren von Holztheilen des Gefässbündels enthielt, so weit entfernt, dass der erhaltene Cylinder einen Durchmesser von 6 Mm. hatte. Derselbe wurde auf eine der schon oben beschriebenen T-Röhren luftdicht

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

mit Siegellack befestigt und die cylindrische Seitenfläche gleichfalls mittelst Siegellack luftdicht geschlossen. Das Quecksilber wurde bis auf eine Höhe von 20 Ctm. aufgesaugt und sodann der Quetschhahn geschlossen. Das Quecksilber fiel in der Röhre, und zwar nach 66 Secunden 1 Ctm. tief. Der Versuch wurde mehrmals wiederholt, stets mit demselben Erfolge.

Nun wurde ein gleichfalls lufttrockenes Hollundermark, dessen natürlicher Durchmesser aber nur 7—7·5 Mm. betrug, in gleicher Weise wie im obigen Versuche hergerichtet. Der von Holz, den Schläuchen und dem kleinzelligen Parenchym befreite Cylinder hatte einen Durchmesser von 6 Mm., und es wurde ihm gleichfalls eine Höhe von 1·5 Cent. gegeben. Nach erfolgter Aufkittung und Herstellung des seitlichen Verschlusses des Markstückes wurde das Quecksilber auf 20 Ctm. Höhe aufgesaugt und dann der Quetschhahn geschlossen. Obgleich Temperatur und Luftdruck dieselben geblieben waren, wie im früheren Versuche, und obgleich der Wassergehalt der zu beiden Experimenten benützten Hollundermarkstücke in beiden Fällen der gleiche war,[1] so dauerte es doch viel länger bis das Quecksilber im letzteren Versuche um einen Ctm. sank. Es dauerte nämlich bei neunmaliger Wiederholung der Versuche 183—185 Secunden bis das Quecksilber das angegebene Niveau erreichte.

Der Unterschied ist auffallend genug, um eine Erklärung zu fordern. Vor allem möchte ich bemerken, dass der durch das Siegellack angebrachte Verschluss ein vollständiger war, denn als nach Beendigung des Versuches die offenen Flächen mit Siegellack verschlossen wurden, behielt das Quecksilber seinen Stand vollkommen bei. Der Einwand, dass die Ursache des ungleichen Ausfalles beider Versuche in dem mehr oder minder dichten Verschluss des Apparates gelegen sei, wäre mithin unberechtigt.

Dieses verschiedene Verhalten erklärt sich vollkommen durch die ungleichen morphologischen Verhältnisse der angewendeten Hollundermarkstücke. Denn während im ersteren Falle die Zellen

---

[1] Auf den Wassergehalt der Gewebe muss bei derartigen Versuchen sehr Rücksicht genommen werden, weil, wie später gezeigt werden soll, hiervon die Druckfiltration der Luft in hohem Grade beeinflusst wird.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

im Querdurchmesser bis 0·298 Mm. stiegen, erreichten sie im letzteren Falle höchstens einen Diameter von 0·147 Mm. Im Durchschnitte verhielten sich die Durchmesser der Zellen der beiden Hollundermarkstücke zu einander wie 2 : 1. Auch sind die Intercellulargänge im kleinzelligen Gewebe durchschnittlich etwas enger als im weitzelligen Gewebe.

Nimmt man nun an, dass die Luft bloss durch die Capillaren (Intercellularräume) einströmte, so muss ein bestimmter Druckausgleich bei dem grosszelligen Stücke früher erfolgen als bei dem kleinzelligen; denn eine kurze Überlegung lehrt, dass die das grosszellige Markstück durchsetzenden Capillaren eine geringere Gesammtlänge besitzen als die des kleinzelligen, ausserdem noch etwas weiter sind, mithin die Widerstände der Bewegung der Gasmoleküle im ersteren Falle kleinere sind als im letzteren. Freilich darf nicht übersehen werden, dass im kleinzelligen Parenchym die Zahl der Capillare eine relativ grössere ist, wodurch die Druckfiltration bei kleinzelligen Geweben wieder eine Begünstigung erfährt. Aber auch wenn man die Annahme macht, dass ein Theil der Gasmoleküle die Zellwände selbst zu durchsetzen hat, um durch das Hollundermark durchzukommen, so muss zugegeben werden, dass der Durchgang des Gases durch das kleinzellige Gewebe relativ mehr erschwert ist, weil hier die Zahl der in einem bestimmt hohen Stücke von Hollundermark enthaltenen Diaphragmen eine verhältnissmässig grössere ist.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass die Druckfiltration der Luft durch (lufttrockenes) Hollundermark desto mehr erschwert ist je kleinzelliger das Gewebe ist. Nach den angestellten Beobachtungen verhalten sich die Zeiten für den Durchtritt gleicher Luftvolumina durch grosszelliges und kleinzelliges Hollundermark bei dem herrschenden Unterdrucke zu einander beiläufig wie 1 : 3; seltener kommt das Verhältniss 1 : 4 — 1 : 5 vor.

Ich werde nun zeigen, dass ein Druckausgleich durch Hollundermark nicht mit gleicher Geschwindigkeit erfolgt, wenn das als Diaphragma dienende Markstück parallel zur Axe oder senkrecht zur Axe des Stammes aus dem Markkörper herausgeschnitten wird, und zwar will ich eine sehr einfache Art der

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Versuchsanstellung mittheilen, welche Jedermann in den Stand setzt, sich von der Richtigkeit meiner Angabe zu überzeugen.

Aus einem trockenen Markstücke, welches einen Durchmesser von 1·7 Ctm. hatte, wurden zwei Prismen herausgeschnitten, welche eine quadratische Basis von 25 Quad. Mm. und eine Höhe von genau einem Ctm. aufwiesen. Eines dieser Prismen war parallel zur Axe aus dem Marke herausgeschnitten und hatte zur Basis also den Querschnitt des Markes und zu Seitenflächen 4 Tangentialflächen. Ich nenne es das Prisma *A*. Das zweite, welches ich mit *B* bezeichne, hatte zur Basis eine Tangentialfläche und zu den Seiten 2 Querschnitts- und 2 Tangentialflächen, es war quer zur Axe aus dem Markkörper herausgeschnitten worden. Jedes dieser Prismen wurde mit der quadratischen Basis auf eine 20 Ctm. lange Glasröhre luftdicht mittelst Siegellack aufgesetzt und die Seiten wurden gleichfalls mit Siegellack luftdicht verschlossen. Ich bemerke, dass ich nach Beendigung des Versuches mich durch Verschluss der im Experimente frei gebliebenen Fläche mittelst Siegellack davon überzeugte, dass die Prismen völlig luftdicht aufgesetzt waren und auch seitlich Luft nicht einströmen liessen. Nach einiger Zeit, als ich mit Bestimmtheit annehmen durfte, dass das Siegellack, die Markstücke und die Glasröhre die Lufttemperatur angenommen hatten, wurden die beiden Röhren mit den offenen Enden senkrecht in ein Glasgefäss gestellt, welches 10 Ctm. hoch mit Wasser gefüllt war. Schon nach einer Viertelstunde zeigte es sich, dass in dem mit dem Prisma *B* verschlossenen Glasrohre das Wasser rascher stieg als in dem anderen Glasrohre. Nach 24 Stunden stand in der mit *B* verschlossenen Glasröhre das Wasser 95 Mm. hoch, während es sich in der andern Glasröhre erst 62 Mm. hoch erhoben hatte. Der Versuch wurde weiter fortgesetzt, und es zeigte sich der gleiche Erfolg, nur noch deutlicher und ausgeprägter. Der Versuch wurde mit 9 Prismen angestellt und in verschiedener Weise modificirt; immer erfolgte der Druckausgleich rascher, wenn Tangentialflächen mit der inneren und äusseren Luft communicirten, als wenn die Querschnittsfläche sich dort befand. Aus diesen Beobachtungen geht ungezwungen hervor, dass im Hollundermark eine Druckfiltration der Gase in der queren Richtung rascher erfolgt als

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

in der Richtung der Axe. Auch diese Erscheinung findet in den morphologischen Verhältnissen ihren Grund.

Es wurde oben gezeigt, dass die Zellen des Hollundermarkes quergestreckt sind. Die Länge der Capillaren (Intercellulargänge) ist, wenn man sich Form und Lage derselben vergegenwärtigt, mithin in querer Richtung eine geringere als in der axillaren, was offenbar den Gaseintritt befördern muss. Auch die grössere Weite der querlaufenden Capillaren, auf welche ich oben hinwies, begünstigt den Durchtritt der Gase. Aber selbst wenn man annimmt, dass ein ansehnlicher Theil der Luftmoleküle durch die geschlossene Zellwand durchgeht, was weiter unten erörtert werden soll, stellen sich für die quere Leitung die Verhältnisse günstiger wie für die axillare, denn für den Fall als ein Durchtritt der Gase durch die Membran wirklich statthat, so werden die Moleküle der ersteren offenbar am leichtesten durch die überaus zarten die (unbehöften) Tüpfel verschliessenden Membranen gehen. Nun sind aber, wie oben mitgetheilt wurde, die Tüpfel an den queren Wänden im Vergleich zu den an den Seitenwänden vorkommenden im Durchschnitte genommen viel kleiner, und im Ganzen genommen die Fläche der an den Seitenwänden die Poren verschliessenden Membranen eine grössere als an den Querwänden, was die Druckfiltration in querer Richtung begünstigen müsste, falls wirklich Luft durch die Membranen selbst hindurch träte.

Ich gehe nun an die Beantwortung der Frage, ob die Druckfiltration der Luft durch Hollundermark bloss durch die Capillaren (Intercellulargänge) oder auch durch die Wände der Zellen erfolgt. Die dritte denkbare Annahme, dass die Luft bloss durch die Zellwände und gar nicht durch die Capillaren fliesse, ist selbstverständlich schon von vornherein auszuschliessen.

Ein frisches Stück Hollundermark von 2 Ctm. Höhe und — nach Entfernung des die Schläuche umschliessenden peripheren Parenchyms — 6 Mm. im Durchmesser, wurde auf eine T-Röhre luftdicht mit Jolly'schem Kitt angepasst und mit derselben Substanz rundum geschlossen. Der genannte, von Physikern zu luftdichten Verschlüssen häufig verwendete Kitt bot gegenüber dem Siegellack den Vortheil, dass während der luftdichten Anpassung so gut wie nichts von dem in den Zellwänden enthaltenen Wasser

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

verloren ging, da dieser Kitt ohne Zuhilfenahme erhöhter Temperatur aufgetragen werden kann. Das Quecksilber wurde bis auf 20 Ctm. aufgesaugt, das Saugrohr hierauf geschlossen und mit der Secundenuhr beobachtet, welche Zeit verfloss, bis das Quecksilber in der Röhre genau um einen Ctm. gesunken war.

Beginn des Versuches	Zeit, welche verfloss, bis die in der Röhre stehende Quecksilbersäule von 20 Ctm. auf 19 Ctm. sank
10. März 8^h a. m.	1212 Secunden
„ 8^h 22^m	1080 „
„ 9^h 22^m	662 „
„ 9^h 34^m	601 „
„ 9^h 50^m	580 „
„ 10^h 10^m	561 „
„ 1^h p. m. 0	441 „
„ 4 0	260 „
„ 5 0	251 „
11. März 8^h a. m.	241 „
12. „ „ „ „	238 „
13. „ „ „ „	238 „
14. „ „ „ „	240 „
15. „ „ „ „	239 „

Das frische Mark ist wasserreich.[1] Während des Versuchs wird es lufttrocken, und von diesem Momente an bleibt die Zeit für das Durchfliessen einer bestimmten Luftmenge constant, oder genau gesagt nur von der Luftfeuchtigkeit abhängig. Durch einen nebenher angestellten Versuch überzeugte ich mich, dass schon im Laufe des ersten Tages die Lufttrockenheit nahezu eingetreten war, denn das an der Röhre angebrachte Hollundermarkstück nahm fast gar nicht mehr an Gewicht ab; in den nächsten Tagen stieg und fiel das Gewicht um 1—3 Milligrm. je nachdem die Luftfeuchtigkeit sich erniedrigte oder erhöhte.

---

[1] Der Wassergehalt des frischen Markes betrug 53·4 Proc. Es enthielt ausser imbirten Wasser in einzelnen Zellen auch Wasser im Zellinhalte. Das lufttrockene Mark führte 10·9 Proc. Wasser.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Nimmt man nun zuerst an, dass die Zellwände des Hollundermarkes für Luft unter den gegebenen Druckverhältnissen undurchlässig sind, dass also die Druckfiltration eine Transpiration im Sinne der heutigen Physik ist, mit andern Worten, dass die Luft nur durch Capillaren (Intercellulargänge) einströmte, so lässt sich die ungleiche Geschwindigkeit des Einfliessens der Luft im Beginne und am Ende des Versuchs nur unter folgender Annahme erklären. Nach der bekannten Poiseuille'schen Formel ist die Geschwindigkeit der durch Capillaren strömenden Flüssigkeiten und Gase der vierten Potenz des Durchmessers direct und der Länge der Capillare umgekehrt proportionirt. Es ist nicht einzusehen, dass die Capillaren beim Luftrockenwerden sich verkürzt haben sollen. Es musste also unter unserer Voraussetzung angenommen werden, dass der Durchmesser der Capillaren sich hiebei vergrösserte. Macht man aber einen Schnitt durch frisches Hollundermark, legt man dasselbe sofort in Wasser ein, so kann man sich überzeugen, dass die Intercellulargänge beim nachherigen Eintrocknen ihren Querschnitt nicht verändern. Denn projicirt man mittelst der Camera lucida einen möglichst grossen Intercellulargang, so zeigt sich nach erfolgter vollkommener Eintrocknung des Gewebes in der Querschnittsfläche des Intercellularganges keine Änderung. Allerdings ist gar nicht zu läugnen, dass in Folge der Quellungsabnahme der Zellwände beim Eintrocknen des Markes eine Vergrösserung des Durchmessers der Capillaren eintreten muss; diese Vergrösserung ist aber so gering, dass sie sich der Beobachtung selbst bei Anwendung starker Objectivvergrösserungen entzieht, also nicht so viel austrägt, um die Geschwindigkeitszunahme der einströmenden Luft beim Eintrocknen des Gewebes zu erklären. Berechnet man nach der Poiseuille'schen Formel die Vergrösserung des Durchmessers der Capillaren, welche der Zunahme der Geschwindigkeit der transpirirten Luft vom Beginne des Versuchs bis zur Erreichung des constanten Werthes entsprechen würde, so bekommt man, wenn d den Durchmesser der Capillaren im Beginne des Experimentes bezeichnet, für d_1 den Durchmesser desselben beim Schlusse des Versuches,

$$d_1 = \sqrt[4]{\frac{d^4 . 1212}{239}} = d \sqrt[4]{\frac{1212}{239}} = 1{\cdot}4953 \ldots .$$

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

d. h. der Durchmesser der Intercellularräume müsste sich nahezu um das anderthalbfache der ursprünglichen Grösse verlängert haben, was aber nicht im Entferntesten mit den thatsächlichen Beobachtungen stimmt, woraus abgeleitet werden dürfte, dass die Druckfiltration durch Hollundermark nicht ein blosses Durchfliessen der Luft durch Capillaren ist, sondern dass hiebei gleichzeitig ein Durchgang der Gase durch die geschlossen erscheinende Zellmembran im Spiele ist.

Ich spreche diesen Satz einstweilen nur als Vermuthung aus, denn es sind noch keine Versuche darüber angestellt worden, ob die Poiseuille'sche Formel auch für so ausserordentlich enge und nicht geradlinig verlaufende Capillaren gilt, wie uns solche in den Intercellulargängen vorliegen.

Allein selbst wenn die Poiseuille'sche Formel auch auf solche Capillaren nicht angewendet werden dürfte, so ist doch so viel gewiss, dass die Geschwindigkeit der bei Druckunterschieden durch dieses Gewebe fliessenden Luft mit dem Engerwerden der Capillaren rasch abnehmen müsste, wenn das Durchströmen der Gase eine blosse Transpiration wäre. Dass letzteres aber nicht der Fall ist, geht aus folgendem Versuche hervor. Ein trockenes Hollundermarkstück wurde luftdicht auf eine T-Röhre aufgesetzt, seitlich mit Siegellack verschlossen, das Quecksilber in der Röhre 20 Ctm. hoch aufgesaugt und sodann abgesperrt. Es vergingen 151 Secunden bis das Quecksilber auf 19 Ctm. sank. Wurde auf dem Querschnitt des Markes ein Wassertropfen gebracht und der Apparat zur Verhinderung der Verdunstung in einen absolut feuchten Raum gebracht, so war nach Aufsaugung des Wassers seitens des Gewebes ein Zeitraum von 825 Secunden erforderlich, bis das Quecksilber in der Röhre von 20 auf 19 Cent. sank. Wie schon mitgetheilt, hat sich bei der Wasseraufnahme der Querschnitt der Intercellulargänge nicht merklich verkleinert. Als hierauf ein Tröpfchen Kalilauge[1] auf den Querschnitt des Markes

[1] Durch nebenher angestellte Versuche überzeugte ich mich, dass das kleine Flüssigkeitsquantum, welches auf den Querschnitt des Hollundermarkes aufgesetzt wurde, rasch aus den Capillaren in die sehr imbibitionsfähigen Zellwände ging; erstere waren mithin während des Versuches nicht mit Flüssigkeit sondern mit Luft erfüllt.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

gebracht wurde, war ein nicht viel grösserer Zeitraum (911 Secunden) erforderlich, damit das Quecksilber in der Röhre von 20 auf 19 Ctm. sank, obgleich in Folge starker Quellung der Zellwände der Querschnitt der Intercellulargänge sich sichtlich und messbar verkleinerte.[1] Da ein Sinken der Strömungsgeschwindigkeit von $\frac{1}{151}$ auf $\frac{1}{825}$ eintrat ohne sichtbare Verengerung der Capillaren, so kann nicht zugegeben werden, dass die geringe Geschwindigkeitsabnahme von $\frac{1}{825}$ auf $\frac{1}{911}$ bloss der Verengerung der Capillaren zuzuschreiben sei, vielmehr muss man annehmen, dass in Folge der starken Quellung der Wand ihre Durchlässigkeit für unter Druck einströmende Luft sich verringert habe.

Zur weiteren Entscheidung der Frage, ob beim Druckausgleich der Gase dieselben sowohl durch die Membran als durch die Intercellularräume gehen, wurde experimentell festgestellt, in welchem Verhältnisse die Geschwindigkeit der Gase zur Länge der Capillaren stehe.

Ein etwa 10 Ctm. langes trockenes Hollundermarkstück wurde luftdicht auf eine T-Röhre aufgesetzt, sodann oben und seitlich mit Siegellack luftdicht geschlossen. Erst nachdem ich mich davon überzeugte, dass eine in die T-Röhre aufgesaugte 20 Ctm. hohe Quecksilbersäule einige Stunden hindurch unverändert auf gleicher Höhe sich hielt, wurde mit dem Versuche begonnen. Es wurde vom oberen Ende des Hollundermarkstückes so viel vorsichtig abgetragen, bis die Länge des letzteren genau 90 Mm. betrug und nunmehr wurde nachgesehen wie viel Zeit verging, bis bei gleichbleibender Temperatur (und constantem Barometerstande) die aufgesaugte Quecksilbersäule von 20 Ctm. auf 19, 18, 17 und 16 Ctm. sank. Es ist selbstverständig, dass

---

[1] Nach Messungen, welche Dr. Mikosch vornahm, hatte eine Zellwand des trockenen Hollundermarks eine Dicke von 0·00133 Mm.; bei Behandlung mit Kalilauge steigerte sich die Dicke auf 0·00199 Mm. Die Querschnittsfläche eines Intercellularraumes sank hingegen nach der Behandlung mit Kalilauge von 0·000033 auf 0·000027 Quad. Mm.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

es beim Abtragen des oberen Markstückes nöthig war, den seitlichen Siegellackverschluss intact zu erhalten. Es geschah dies dadurch, dass das Mark mit einer schmalen heissgemachten Klinge durch den Lack hindurch ringsherum umschrieben wurde, es konnte dann das Mark glatt abgebrochen oder durch einen Schnitt mittelst des Rasirmessers eben abgetrennt werden.

In den nachfolgenden Zusammensetzungen bedeutet *L* die Länge des im Experimente benützten Markstückes, *H* die Höhe der aufgesaugten Quecksilbersäule im Beginn und am Schlusse jedes einzelnen Versuches, *Z* die Zeit in Secunden, welche während des Fallens des Quecksilbers um die in *H* angegebene Höhe verstrich.

L	*H*	*Z*
90 Mm.	200—190 Mm.	23 Sec.
	190—180 „	48 „
	180—170 „	75 „
	170—160 „	106 „

Es wurde nun in der angegebenen Weise wieder ein Stück des Markes entfernt und der Versuch von neuem eingeleitet.

L	*H*	*Z*
70 Mm.	200—190 Mm.	20 Sec.
	190—180 „	42 „
	180—170 „	66 „
	170—160 „	87 „
60 „	200—190 „	18 „
	190—180 „	37 „
	180—170 „	57 „
	170—160 „	82 „
50 „	200—190 „	17 „
	190—180 „	36 „
	180—170 „	57 „
	170—160 „	81 „
40 „	200—190 „	17 „
	190—180 „	36 „
	180—170 „	57 „
	170—160 „	80 „

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

L	*II*	*Z*
30 Mm.	200—190 Mm.	17 Sec.
	190—180 „	36 „
	180—170 „	57 „
	170—160 „	80 „
20 „	200—190 „	17 „
	190—180 „	36 „
	180—170 „	57 „
	170—160 „	79 „
10 „	200—190 „	17 „
	190—180 „	35 „
	180—170 „	56 „
	170—160 „	78 „
5 „	200—190 „	14 „
	190—180 „	31 „
	180—170 „	47 „
	170—160 „	73 „
2·5 „	200—190 „	10 „
	190—180 „	21 „
	180—170 „	32 „
	170—160 „	43 „

Aus diesen Zahlen ergibt sich, dass die Geschwindigkeit der durch das Mark strömenden Luft der Länge der Capillaren nicht umgekehrt proportionirt ist, wie es die Poiseuille'sche Formel fordern würde. Ja nicht einmal eine Annäherung an dieses Verhältniss drücken die gewonnenen Zahlen aus. Man sieht vielmehr, dass mit zunehmender Höhe des Markes bis zu einer gewissen Grenze die Geschwindigkeit der durchfliessenden Luft rasch abnimmt, dann sehr langsam sinkt und für eine gewisse Strecke stationär zu bleiben scheint, endlich aber wieder im zunehmenden Masse fällt. Es wird dies am anschaulichsten, wenn man die Werthe für den Fall des Quecksilbers von 170 auf 160 Mm. zusammenstellt, und durch Bildung der Zeitdifferenzen (Δ) die Geschwindigkeitsabnahme zum Ausdrucke bringt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

L	Z	Δ
2.5 Mm.	43 Sec.	
5 „	73 „	30
10 „	78 „	5
20 „	79 „	1
30 „	80 „	1
40 „	80 „	0
50 „	81 „	1
60 „	82 „	1
70 „	87 „	5
90 „	106 „	19

Das Gesetz der Geschwindigkeitsabnahme der bei verschiedener Höhe des Markes durch dasselbe fliessenden Luft deutet auf complicirtere Verhältnisse als auf eine blosse Transpiration des Gases durch die Capillaren und es lässt sich auch desshalb schon annehmen, dass bei der Druckfiltration ein Theil der Luft seinen Weg durch die Membran nimmt.

Ich versuchte nun auch direct nachzuweisen, dass die Capillaren im Marke nicht ausschliesslich die Wege sind, welche das Gas bei der Druckfiltration nimmt. Es geschah dies auf folgende Weise. Trockenes Hollundermark wurde mit Asphaltlack injicirt und hierauf nachgesehen ob durch ein so vorbereitetes Parenchym noch Luft bei einem herrschenden Unterdrucke von 200 Mm. Quecksilber ging. Es gelang mir, bei einigen Versuchen mittelst der Luftpumpe die Injectionsmasse eine kleine Strecke tief in das Gewebe hineinzupressen. Ich überzeugte mich nämlich durch Querschnitte, dass alle Intercellulargänge der betreffenden Hollundermarkstücke injicirt waren. Trotzdem liess ein solches Hollundermarkstück Luft diffundiren.

Vor der Injection sank der Druck im Innern der T-Röhre von 20 Cent. auf 19 in 33 Secunden; nach erfolgter Injection in 194 Secunden.

Wurde die Injection mit Wasser vorgenommen, so war ein Zeitraum von 547 Secunden erforderlich, damit bei einem anfänglichen Stande des Quecksilbers von 20 Cent. dasselbe auf 19 fiel.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Es wird sich gleich herausstellen, warum bei Injection des Gewebes mittelst Wasser die Geschwindigkeit der durch das Mark fliessenden Luft eine auffällig geringere ist als bei Anwendung von Asphaltlack als Injectionsmasse.

Es muss nämlich an den oben (p. 17) mitgetheilten mit frischem Hollundermark vorgenommenen Versuch erinnert werden, in welchem, ohne jede sichtliche Änderung im Querschnitte der Capillaren (Intercellulargänge) die Geschwindigkeit der durch das Gewebe strömenden Luft zunahm, aber nur so lange bis die Lufttrockenheit erreicht wurde. Da nun in dem zuletzt mitgetheilten Experimente in einem Falle Wasser als Injectionsflüssigkeit diente, in dem anderen Asphaltlack, im ersteren Falle aber das Wasser nicht nur die Capillare injicirte, sondern zweifellos auch eine Imbibition der Zellwände bewirkte, im letzteren Falle aber wohl die Capillaren verschlossen wurden, hingegen höchstens ganz minutiose Quantitäten des Lösungsmittels in die Zellwände eindrangen, so wird es verständlich, warum im ersteren Falle die Geschwindigkeit der filtrirenden Luft relativ viel stärker als im letzteren Falle herabgesetzt wurde.

Der Versuch mit der Injection des Markes mittelst Asphaltlack lässt vermuthen, wie beträchtlich in trockenem Mark der Antheil ist, welchen die Zellwände bei der Druckfiltration ausüben. Als völlig exact kann indess dieser Versuch nicht angesehen werden und zwar desshalb nicht, weil erstlich nicht erwiesen ist, ob nicht etwas vom Lösungsmittel des Asphaltlackes (Terpentinöl) in die Membran eingetreten ist und die Durchlässigkeit desselben bei der Druckfiltration herabsetzte, und zweitens weil der noch nicht völlig erstarrte Asphaltlack in sehr dünnen Schichten möglicherweise nicht völlig undurchlässig für einströmende Luft ist. Doch darf wohl angenommen werden, dass beide Einflüsse, falls sie sich geltend machten, doch nur geringfügig wirkten und das Gesammtergebniss des Versuches umso weniger alteriren könnten, als einer derselben die Druckfiltration beförderte, der andere hemmen würde.

Dass bei der Druckfiltration die Luft nicht nur durch die Intercellulargänge, sondern auch durch die Membran geht, kann nach den mitgetheilten Versuchen wohl nicht mehr bezweifelt werden.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Die Versuche mit frischem, trocknendem, ferner mit trockenem und künstlich imbibirten Marke lehren aber weiter, dass die trockene Zellwand bei einer bestimmten Druckdifferenz die Luftmolecüle weitaus leichter passiren lässt als die imbibirte. Es verhält sich in dieser Beziehung das Hollundermark wie eine Thonzelle, welche im trockenen Zustande die Luft leicht, im befeuchteten Zustande nur viel schwieriger durchtreten lässt.

Ich will, ehe ich noch die Mittheilung meiner mit Hollundermark angestellten Versuche schliesse, noch auf eine interessante Thatsache aufmerksam machen, welche für den eben angeführten Satz eine neuerliche Bestätigung liefert. Die Zellen des Markes, welche die Grenze zweier Internodien bilden, sind in Form und Grösse von den darüber und darunter liegenden Zellen des Markes auffällig verschieden. Nach Messungen, welche Dr. Mikosch auf meine Veranlassung durchführte, betrug an einem kräftigen Triebe der Querdurchmesser der an der Grenze zweier Internodien gelegenen Zellen im Mittel 0·15, die Höhe 0·04 Mm.; der Querdurchmesser der in der Mitte des Internodiums gelegenen Zellen 0·17, die Höhe 0·108 Mm. Die an der Grenze der Internodien gelegenen Markzellen sind mithin kleiner, ferner in axialer Richtung relativ stärker zusammengedrückt. Ähnliche Form- und Grössenverhältnisse zeigten sich auch an anderen Sprossen. Es liess sich also mit Wahrscheinlichkeit erwarten, dass ein der Internodiumsgrenze entnommenes Markstück bei der Druckfiltration sich als weniger durchlässig, als ein aus der Mitte des Internodiums genommenes gleich grosses Markstück erweisen würde. Aber gerade das Gegentheil fand statt. Ich mass den Querschnitt der Capillaren, fand aber in diesem Punkte keinen Unterschied zwischen der Mitte und der Grenze der Internodien. Hingegen zeigte es sich, dass die Zahl der Poren, welche an den Querflächen der Zellen lagen, im ersteren Falle eine weitaus grössere ist als im letzten. Auf eine Zellwandfläche von 0·01 Quad.-Mm. kamen im Durchschnitte bei den an der Internodialgrenze gelegenen Zellen 52, bei einer ebenso grossen Querwandfläche aus in Mitte des Internodiums gelegenen Markzellen 28 Poren zu liegen. Hieraus darf abgeleitet werden, dass die grössere Durchlässigkeit für Luft an der Grenze der Internodien ihren Grund in der

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

grösseren Zahl der Poren, also in der grösseren unverdickt gebliebenen Zellwandfläche hat. Es ist dies aber auch ein neuer Beleg dafür, dass das Durchfliessen der Gase durch die geschlossene Zellwand vorwiegend, wenn nicht ausschliesslich, durch die unverdickt gebliebenen Partien derselben erfolgt.

3.

Versuche mit Holz.

Anfangs Februar wurden aus frischem Fichtenholze drei Würfel geschnitten, welche eine Seitenlänge von 14 Mm. hatten. Jeder dieser Würfel wurde auf eine T-Röhre in der Weise luftdicht aufgesetzt, dass das Ende der Glasröhre genau 4 Mm. in das Holz hineinragte, und alle Flächen bis auf eine mit Jolly'schem Kitt luftdicht verschlossen waren. Bei verticaler Aufstellung der Glasröhre lag die freie Fläche wagerecht. Ich bezeichne der Einfachheit halber die zum Versuche benützten Würfel mit *Q*, *R* und *T*. Bei *Q* entsprach die freie Fläche dem Querschnitte, bei *R* dem Radialschnitte bei *T* dem Tangentialschnitte. *Q* wog im Beginne des Versuches (nach erfolgter Bohrung) 2·540, *R* 2·486 und *T* 2.500 Gr. In die T-Röhren wurde Quecksilber 20 Cent. hoch hinaufgesaugt und nachgesehen, in welcher Zeit ein Sinken des Quecksilbers genau um 1 Cent eingetreten war. Jeder der Apparate wurde vor dem Versuche genau gewogen; es war desshalb, da nach Beendigung des Versuches der Wassergehalt des lufttrocken gewordenen Holzes ermittelt wurde, die Wassermenge des Holzes in jedem einzelnen Versuche bekannt. Dann erst wurde das T-Rohr mit dem Saugrohre verbunden und das Quecksilber auf den bezeichneten Stand gebracht. Ich brauche wohl nicht des Näheren auseinanderzusetzen, wie vorgegangen wurde, um genaue Werthe für die Wassergehalte zu bekommen, und will nur bemerken, dass nach jedesmaligem Versuche jede Spur anhaftenden Quecksilbers, welche an der Röhre haftete, sorgfältigst beseitigt wurde. Die Resultate der Wägungen sind in den nachfolgenden Zusammenstellungen nicht angegeben, da selbe kein Interesse darbieten, sondern bloss der effective Wassergehalt der Holzwürfel.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Versuche mit dem Würfel *Q*.

	D[1]	*W*[2]	*Z*[3]
7. Febr.	12h m.	52·3 Proc.	51 Sec.
„	6h p. m.	44·1 „	43 „
8. „	12h m.	32·4 „	33 „
9. „	12h m.	22·8 „	23 „
10. „	12h m.	18·4 „	17 „
11. „	12h m.	15·6 „	13 „
12. „	10h a. m.	13·0 „	12 „
14. „	10h a. m.	11·2 „	11 „
16. „	10h a. m.	10·5 „	10 „
17. „	12h m.	10·5 „	10 „
18. „	12h m.	10·5 „	10 „
20. „	12h m.	10·5 „	10 „

Versuche mit dem Würfel *R*.

	D	*W*	*Z*
7. Febr.	12h m.	51·9 Proc.	194 Sec.
„	6h p. m.	46.9 „	181 „
8. „	12h m.	41·7 „	168 „
9. „	12h m.	37.2 „	155 „
10. „	12h m.	34·1 „	139 „
11. „	12h m.	31·6 „	128 „
12. „	10h a. m.	28·4 „	110 „
14. „	10h a. m.	25·1 „	102 „
16. „	10h a. m.	21·6 „	95 „
17. „	12h m.	17·3 „	88 „
18. „	„ „	14·5 „	81 „
19. „	„ „	12·8 „	78 „
20. „	„ „	11·6 „	75 „
21. „	„ „	11·1 „	74 „
22. „	„ „	10.8 „	73 „
23. „	„ „	10·8 „	73 „
24. „	„ „	10·8 „	73 „

[1] Hier und in den folgenden Zusammenstellungen bedeutet *D* die Zeitangabe für den Beginn jedes Versuches.

[2] Wassergehalt des Holzwürfels.

[3] Zeit, welche verstrich, bis das Quecksilber von 20 auf 19 Cent. sank.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Versuche mit dem Würfel *T*.

		D	*W*	*Z*
7.	Febr.	12h m.	52·1 Proc.	572 Sec.
	„	6h p. m.	48·2 „	521 „
8.	„	12h m.	42·5 „	432 „
9.	„	12h m.	39.4 „	348 „
10.	„	12h m.	36.0 „	294 „
11.	„	12h m.	32·6 „	241 „
12.	„	10h a. m.	29·7 „	179 „
14.	„	10h a. m.	26·1 „	148 „
16.	„	10h a. m.	21·2 „	112 „
17.	„	10h a. m.	18·5 „	100 „
18.	„	12h m.	15·2 „	91 „
19.	„	„ „	12·8 „	87 „
20.	„	„ „	11·1 „	84 „
22.	„	„ „	10·4 „	83 „
24.	„	„ „	10·3 „	83 „
26.	„	„ „	10·3 „	83 „
27.	„	„ „	10·3 „	83 „

Nach Beendigung jeder dieser Versuchsreihen wurde die freie Holzfläche mit Jolly'schem Kitte verschlossen und nachgesehen, ob der Verschluss während des Experimentes ein völlig luftdichter war. Dies wurde in der That für alle drei Würfel constatirt.

Bei genauer mikroskopischer Untersuchung des verwendeten Holzes ergab sich, dass zwischen den Holzzellen sich hier und dort drei- oder vierseitige Intercellulargänge mit ziemlicher Deutlichkeit zeigten. An vielen Stellen liessen sich Intercellularräume nur sehr schwer entdecken und an den meisten Stellen waren dieselben selbst bei Anwendung von Immersionssystemen gar nicht aufzufinden. Es liess sich desshalb annehmen, dass die Intercellulargänge kein communicirendes System von Capillaren zwischen den Zellen bilden. Um mich von der Richtigkeit dieser Voraussetzung zu überzeugen, wurden zwei gleiche Würfel von 1·5 Cent. Seite, von denselben frischen Fichtenholze, welches auch in den obigen Versuchen diente, geschnitten, einer davon mit Asphaltlack injicirt und der andere unverändert belassen; vom ersteren wurde der aussenanhaftende Asphaltlack entfernt und die beiden Querschnitts-

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

flächen frisch angeschnitten. Von dem zweiten Würfel wurde an den Querschnittsflächen nur so viel entfernt als nöthig war, um diesen Würfel mit dem anderen auf gleiche Grösse zu bringen. Hierauf wurde jeder dieser Würfel auf ein T-Rohr aufgesetzt und bis auf eine Querschnittsfläche mit Jolly'schem Kitt verschlossen, sodann das Quecksilber 20 Cent. hoch hinaufgesaugt und nachgesehen, welche Zeit in beiden Apparaten verfloss, bis das Quecksilber genau 19 Cent. über dem Niveau zu stehen kam. Bei Verwendung des nicht injicirten Würfels waren 83, bei dem injicirten 80 Secunden erforderlich. Offenbar konnte die Injection den Durchtritt der Gase nur hemmen, nicht fördern, und wenn dennoch eine — indess ganz unerhebliche — Steigerung der Geschwindigkeit des Gases bei dem injicirten Holzstücke im Vergleiche zu dem ungeändert gebliebenen sich zu erkennen gibt, so ist dies gewiss nur auf individuelle Eigenthümlichkeiten der beiden Holzstücke zurückzuführen, und man wird aus dem mitgetheilten Versuche gewiss nur folgern dürfen, dass die Injection die Druckfiltration der Luft nicht herabgesetzt hat, mithin beim Druckausgleich eine Bewegung der Gase durch die Intercellulargänge (Capillaren) nicht stattgefunden hat. Der Versuch wurde mehrmal mit anderen Würfeln von Fichtenholz ausgeführt und zwar mit gleichem Erfolge. Aus diesem Versuche und der nunmehr völlig feststehenden Thatsache, dass die Tracheiden der Coniferen geschlossen sind[1] geht hervor, dass der Druckausgleich im Fichtenholz in der Weise erfolgt, dass die ganze einströmende Gasmenge die Membran der Zellen passirt. Damit steht im Einklange, dass, wie die oben mitgetheilten Experimente ergaben, die Druckfiltration eine desto raschere ist, je kleiner der Wassergehalt des Holzes ist. Es ist auch von vornherein nicht daran zu zweifeln, dass die Gasmoleküle beim Einströmen des Gases am raschesten durch die sehr zarte Tüpfelhaut hindurch gehen, und diese zarten Membranen entweder ausschliesslich oder doch wenigstens vorwiegend die Orte der Zellwand bezeichnen, durch welche die Luft hindurchfiltrirt. Dafür spricht auch die Thatsache, dass im Fichtenholze die Druckfiltration der Gase

[1] Vergl. Sachs „Über die Porosität des Holzes". Verhandl. der phys.-med. Ges. Würzburg 1877 und Arbeiten des botan. Inst. Band II, p. 291 ffd.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

rascher in tangentialer Richtung als in radialer erfolgt, indem jener Würfel, welcher die radiale Fläche zur freien Fläche hatte (*R*) bei Druckunterschieden einen rascheren Ausgleich des Druckes ermöglichte als der Würfel *T*. Bei ersterem liegen aber die Tüpfel in der Bahn der einströmenden Gasmoleküle, bei letzterem senkrecht darauf.

Es ist wohl nicht daran zu zweifeln, dass sich alle Nadelhölzer sowie das Fichtenholz erhalten. Hingegen ist für die Laubhölzer ein anderes Verhalten zu erwarten, und zwar wegen der Gefässe, die hier als — relativ ziemlich weite — Capillaren fungiren. Ehe ich aber meine hierauf Bezug nehmenden Versuche mittheile, möchte ich noch auf eine sehr interessante Thatsache aufmerksam machen. Lässt man nämlich einen auf ein T-Rohr aufgesetzten Fichtenholzwürfel lufttrocken werden und bringt man ihn dann durch Aufstellung in absolut feuchtem Raume auf seinen früheren Wassergehalt, so ist die Geschwindigkeit der bei Druckunterschieden einströmenden Luft stets eine grössere, als jenem Zustande entspricht, in welchem das Holz bei gleichem Wassergehalte vor dem Eintrocknen sich befand, wie folgende Daten belegen. Der Würfel *Q* wurde, nachdem er lufttrocken geworden war, im feuchten Raume auf die Wassergehalte 15, 18, 23 (Proc.) gebracht. Während das Quecksilber in der Röhre von 20 auf 19 Cent. sank, waren aber nicht 13, 17 und 23 Secunden,[1] sondern 12, 14 und 18 Secunden erforderlich, woraus sich ergibt, dass beim Eintrocknen des imbibirten Holzes in den Membranen der Zellen irreparable Veränderungen vor sich gehen, welche die Druckfiltration begünstigen. Auch mit den Würfeln *T* und *R* wurden solche Versuche ausgeführt, welche im Wesentlichen zu demselben Resultate führten.

Was die mit Laubhölzern angestellten Versuche anbelangt, so habe ich solche bloss mit Birke (*Betula alba*) angestellt, aber es dürften sich *mutatis mutandis* die gewonnenen Resultate wohl auf alle Laubhölzer übertragen lassen. Das Holz war nicht vollkommen frisch, sondern führte 35% Wasser. Alles Wasser war hier in den Membranen enthalten.

---

[1] Vergl. die Versuche auf p. 27.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Aus frischem Birkenholze wurden Würfel von 14 Mm. Seitenlänge geschnitten und es wurden dieselben in gleicher Weise auf die TRöhre, wie dies mit den Fichtenholzwürfeln geschah, aufgesetzt. Auch hier stellte ich drei Apparate zusammen, einen mit einem Würfel *Q*, einen zweiten mit einem Würfel *R*, und einen dritten mit einem Würfel *T*. Das Quecksilber wurde in den Röhren auf 20 Cent. hinaufgesaugt und die Zeit bestimmt, welche verfloss bis die Säule auf 19 Cent. gesunken war.

Bei *Q* erfolgte dies fast momentan, eine genauere Zeitbestimmung war in Folge der grossen Geschwindigkeit der einströmenden Luft nicht ausführbar, und nur zur beiläufigen Characterisirung der Schnelligkeit des Druckausgleiches bemerke ich, dass das Quecksilber — selbstverständlich mit rasch abnehmender Geschwindigkeit — in 6 Secunden von 20 auf 10 Cent. in der Röhre sank. Offenbar sind es die weiten Gefässe, welche hier einen so raschen Ausgleich des Druckes bedingen. Der Antheil, den die Holzzellen hierbei nehmen, ist ein verschwindend kleiner.

Bei dem Würfel *R* sind 81, bei dem Würfel *T* 92 Secunden erforderlich, damit das Quecksilber in der Röhre von 20 auf 19 Cent. sinkt. Es erfolgt also auch bei dem Holze der Birke der Ausgleich des Gasdruckes in tangentialer Richtung rascher als in radialer, doch ist der Unterschied hier bei weitem nicht so auffällig als beim Fichtenholze. Mit abnehmendem Wassergehalte steigt die Geschwindigkeit der einströmenden Luft, doch will ich die gewonnenen Zahlen hier nicht mittheilen, da sie eine weitere Beziehung zwischen Wassergehalt der Zellwand und der Grösse der Druckfiltration nicht ergaben. Da auch in dem Holze der Birke ein communicirendes System von als Capillaren fungirenden Intercellulargängen nicht existirt, so ist ersichtlich, dass bei den Würfeln *R* und *T* die Luft nur durch die geschlossenen Membranen einströmen konnte, während sie bei dem Würfel *Q* fast ausschliesslich durch die als Capillaren fungirenden Gefässe eindrang. Dass der Druckausgleich bei *Q* auf ganz andere Weise als bei *R* und *T*, nämlich durch Transspiration erfolgt, geht auch daraus hervor, dass der Wassergehalt des Holzes hier auf die Ausflussgeschwindigkeit des Gases keinen Einfluss nimmt, während bei den Würfeln *R* und *T*, wo die Luft durch die geschlossenen Zellmembranen hindurchtritt, dieser Einfluss ein sehr

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

bedeutender ist, ferner daraus, dass die Ausflussgeschwindigkeit der Luft der Höhe des Holzstückes nahezu umgekehrt proportionirt ist. Dies zeigt sich sehr schön bei Prismen, welche mit einer Querschnittsfläche enden und die eine Höhe von 2—5 Cent. besitzen; bei grösserer Höhe des Prisma sinkt die Ausflussgeschwindigkeit — zweifellos aber nur bis zu einer gewissen, nicht ermittelten Grenze (die längsten Prismen, welche ich anwendete, hatten eine Höhe von 15 Cent., und für diese ist die bezeichnete Grenze nicht erreicht) — nicht mehr so regelmässig im Vergleiche zur Höhe des Holzstückes, offenbar, weil sich hier bereits die Menge des durch die geschlossenen Membranen eintretenden Gases bemerklich macht.

Wie oben gezeigt wurde, erfolgt bei Holz, welches nur mit einer Längsfläche Luft ein-, beziehungsweise ausströmen lassen kann, die Druckfiltration ausschliesslich durch die Wand der Zellen hindurch. Dies eröffnet uns die Möglichkeit zu prüfen, welcher Art die hier stattfindende Druckfiltration ist, ob sie auf Transpiration, Effusion oder Absorption colloidaler Platten oder auf Zusammenwirken mehrerer dieser Diffusionsformen beruhe.

Die Abnahme der Geschwindigkeit des durchströmenden Gases steht hier mit der Höhenzunahme des als Diaphragma dienenden Holzstückes in keiner Proportionalität. Die Geschwindigkeit nimmt weitaus rascher ab als die Höhe des Diaphragmas zunimmt und erreicht schon bei einigen Centimetern Höhe nahezu den Werth Null; so dass die Druckfiltration hier gewiss nicht ausschliesslich auf Transspiration beruhen kann.

Versuche mit Leuchtgas (Gemisch von Luft und Leuchtgas von dem specifischen Gewichte = 0·629) atmosphärische Luft und Kohlensäure ergaben Geschwindigkeiten für die durchströmenden Gase, welche einem reinen Effusionsvorgang nicht entsprechen. Es wurde nämlich bei lufttrockenem (circa 10 Percent Wasser führenden) Fichtenholz (Würfel *T* mit 1 Cent. Seitenlänge) und einem Sinken der Quecksilbersäule von 10 auf 5 Cent. folgende Zeiten beobachtet:

unter Anwendung von			Leuchtgas	63 Sec.
„	„	„	Luft	95 „
„	„	„	Kohlensäure ...	105 „

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Noch widersprechendere Resultate bekommt man, wenn man feuchtes circa 20 Proc. Wasser führendes Fichtenholz in Form eines Würfels *T* von 1 Cent. Seitenlänge im Versuche benützt. Hier erhält man für die Zeiten, welche erforderlich sind, damit das Quecksilber in der Röhre von 10 auf 5 Cent. sinkt, folgende Werthe:

Bei Anwendung von Leuchtgas ..... 81 Sec.
„ „ „ Luft .....110 „
„ „ „ Kohlensäure.....116 „

Nimmt man ein noch sehr stark mit Imbibitionswasser durchtränktes, etwa 35 Proc. Wasser enthaltendes Fichtenholz, so erhält man, wenn man im Übrigen wie in den beiden früheren Versuchen vorgeht

bei Anwendung von Leuchtgas.....119 Sec.
„ „ „ Luft.....208 „
„ „ „ Kohlensäure...127 „

Man ersieht aus diesen Zahlen, dass die trockene Wand der Holzzellen ein ganz anderes Verhalten bezüglich des Durchgangs der Gase zeigt als die imbibirte. Je trockener die Wand ist, desto mehr nähert sich der Vorgang des Durchtrittes der Gase der Effusion, und je wasserreicher sie ist, desto mehr macht sich der Einfluss der Absorption geltend.

In der trockenen Holzzellwand kommen Molecularinterstitien vor, durch die ein Theil des Gases wie durch eine feine Öffnung durchfliesst, während ein anderer Theil in der Zellwand wie durch eine Kautschuklamelle hindurchgeht, also — nach Graham's Vorstellung — die Wand verflüssigt passirt und in dem freien Gasraum verdunstet. In der imbibirten Zellwand ist letzterer Vorgang entweder der ausschliesslich herrschende oder doch der am meisten ausschlaggebende. Nimmt man ersteres an, so verhält sich die imbibirte Holzzellwand bezüglich der Durchlässigkeit für Kohlensäure und atmosphärische Gase quantitativ anders als die von Barthélémy[1] untersuchten vegetabilischen Membranen (Cuticula), durch welche Kohlensäure 15mal rascher als Stickstoff und 6mal rascher als Sauerstoff diffundirt.

---

[1] Ann. der sc. nat. V. Ser. T. XIX., p. 131 ffd.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

4.

Versuche mit spaltöffnungsführender Oberhaut.

Nach der herrschenden Ansicht „sind die Spaltöffnungen im Allgemeinen so klein, dass sie selbst bei bedeutenden Druckdifferenzen der inneren und der äusseren Luft eine Ausgleichung nur sehr langsam gestatten.“[1]

Schon von vornherein war es mir wahrscheinlich, dass die Druckfiltration bei einer mit Spaltöffnungen versehenen Oberhaut durch Effusion erfolgen dürfte. Strömt das Gas durch die Spaltöffnungen in der That durch Effusion ein, beziehungsweise aus, dann kann über die Gasvolumina, welche in bestimmten Zeiten die Spaltöffnungen durchsetzen, kein Zweifel mehr bestehen, wenn Druck, Temperatur, Beschaffenheit der Gase und Grösse des Spaltenquerschnittes bekannt sind. Um hierüber ins Klare zu kommen, wurden die nachstehend beschriebenen Versuche angestellt.

Zunächst handelte es sich um die Auffindung einer Oberhaut, welche sich unverletzt in grösserer Flächenausdehnung vom Blatte loslösen lässt und die den nöthigen Grad von Derbheit besitzt, um mit derselben experimentiren zu können, ohne dass man Gefahr läuft, selbe während des Versuches zu verletzen. Die Oberhaut des Blattes der *Agave americana* hat sich zu den Versuchen ganz geeignet gezeigt und ich wählte dieselbe umso lieber, als die genannte Pflanze sich Jedermann leicht verschaffen kann, und die Ablösung der Epidermis ohne alle Mühe gelingt. Ich bemerke noch, dass ich jedesmal die Oberhaut der unteren Blattseite zum Versuche nahm. An den von mir benützten Oberhäuten betrug die Zahl der Spaltöffnungen per Quad.-Mm. 30—36. Jede Spaltöffnung ist mit einem sehr in die Augen springenden Vorhofe versehen, dessen Länge etwa 0·032, dessen Breite 0·020, dessen Tiefe 0·0214 Mm. und dessen Querschnitt 0·00064 Quad.-Mm. betrug. Die Länge der Spalte mass 0·03, die Breite 0·0075 Mm. wenn der Schnitt in Wasser lag, und es betrug dann der Querschnitt der Spalte $\doteq$0·00019 Quad-Mm.

[1] S. Sachs, Experimentalphysiologie p. 247 und Lehrbuch der Bot. 3. Aufl., p. 602, wo es heisst: „Ausgleich zwischen äusserer und innerer Luft geht im Allgemeinen ungemein langsam von Statten, weil die Spaltöffnungen bei ihrem sehr geringen Durchmesser in kurzer Zeit nur geringe Gasvolumina durchströmen lassen.“

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Da es mir nicht gelingen wollte, ein Stück der Oberhaut mittelst Jolly'schem Kitt luftdicht auf die T-Röhre aufzusetzen, so ging ich in folgender Weise vor: Ein 5 Mm. hohes Hollundermarkstück wurde durch einen glatten, mittelst eines Rasirmessers geführten Schnitt senkrecht zur Axe halbirt, und in der Richtung der Axe mit einer dicken Nadel mehrmals durchstochen. Zwischen die beiden Hälfte wurde nun die frischabgelöste Oberhaut gebracht, dieselben dicht aneinander gepresst und seitlich mit Siegellack verschlossen. Den so adaptirten Markcylinder setzte ich hierauf auf eine T-Röhre und verschloss sodann alle freien Seiten des Markes mit Siegellack, bis ich mich von der völlig luftdichten Anpassung überzeugt hatte. Nunmehr machte ich, etwa 1 Mm. von dem oberen Ende des Markstückes entfernt, mit einer heissgemachten Klinge einen Kreisschnitt durch die Siegellackkruste, worauf dann mittelst Rasirmessers das durch den Ring umschriebene Endstück des Hollundermarkes entfernt wurde. Die Oberhaut communicirte nun frei mit der äusseren Luft und mit der im T-Rohre befindlichen, und hatte in dem im Bereiche des Querschnittes der T-Röhre befindlichen durchlöcherten Marke eine genügende Widerlage.

Der so adaptirte Apparat wurde über Quecksilber aufgestellt und letzteres 20 Cent. hoch hinaufgesaugt; es fiel ausserordentlich rasch auf Null, so dass keine Zeitbestimmung vorgenommen werden konnte. Selbst als ich eine sehr leichte Flüssigkeit, nämlich fettes Öl, von dem specifischen Gewichte = 0·92 in die Röhre aufsaugte, erfolgte der Druckausgleich so rasch, dass auch in diesem Falle an eine Ermittlung der Zeit nicht gedacht werden konnte. Da ich Grund hatte anzunehmen, dass in Folge der Erwärmung die zwischen dem völlig trockenen Hollundermarke gelegene Oberhaut etwas eintrocknete und dabei eine starke Erweiterung der Spalten der Stomata eintrat, brachte ich einige Tropfen destillirten Wassers auf die freie Schnittfläche des Hollundermarkes und sog nunmehr das Quecksilber, 20 Cent. hoch, in die Röhre hinauf. Nunmehr sank die Quecksilbersäule sehr langsam und zog das auf das Mark gebrachte Wasser, durch die Oberhaut hindurch, in die T-Röhre nach. Nach einiger Zeit sank das Quecksilber von einem Niveau zu einem bestimmten anderen in gleichen Zeiten: nunmehr war die Oberhaut imbibirt, und, wie sich gleich herausstellen wird, die Spalten wasserfrei.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Um nun zu entscheiden, ob die Gase durch das Hautstück effundiren, musste nachgesehen werden, mit welcher Geschwindigkeit Gase von bestimmtem specifischen Gewichte bei gleichbleibenden Druckdifferenzen und sonst gleichen Verhältnissen durch die Spaltöffnung fliessen. Erfolgte das Einströmen durch Effusion, so mussten sich die Zeiten für das Einströmen gleicher Volumina zueinander verhalten wie die Wurzeln aus den specifischen Gewichten der benützten Gase.

a) Versuche mit Luft.

Spec. G. = 1

Höhe der Quecksilbersäule: { Beginn des Versuchs: 100 Mm. / Schluss des Versuchs: 50 Mm.

Das Quecksilber fiel von 100 auf 50 Mm. in:

α	18·5	Secunden.
β	18·0	„
γ	19·0	„
δ	18·5	„
Mittel	18·5	Secunden.

b) Versuche mit einem Gemische von Leuchtgas und Luft.

Spec. Gew. = 0.741.

Das Quecksilber fiel von 100 auf 50 Mm. in:

α	15·5	Secunden.
β	16·5	„
γ	16	„
δ	16	„
Mittel	16	Secunden.

Der Versuch wurde in gleicher Weise wie der obige nur mit dem Unterschiede ausgeführt, dass über das Markstück ein Becherglas umgekehrt gehalten wurde, in welches continuirlich das Gasgemische eingeleitet wurde.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

c) Versuche mit Kohlensäure:

Spec. Gew. = 1.420.

Das Quecksilber fiel von 100 auf 50 Mm. in:

α	23	Secunden.
β	24	„
γ	23	„
δ	22	„
Mittel	23	Secunden.

Bei diesem Versuche wurde der ganze Apparat in einen tiefen mit einer Glasplatte lose verschlossenen Glascylinder gestellt und in diesen so lange Kohlensäure eingeleitet, bis eine kleine herausgenommene Probe von Kalilauge fast gänzlich verschluckt wurde und ein eingetauchter Holzspahn sofort verlosch.

Fasst man nun die gewonnenen Resultate zusammen und rechnet man aus den beobachteten Zeiten die specifischen Gewichte der in den Versuchen verwendeten Gase, indem man für den mit atmosphärischer Luft angestellten Versuch das specifische Gewicht = 1 setzt, so erhält man

	Wahres spec. Gewicht.	Berechnet aus den beobachteten Zeiten:
Leuchtgas	0·741	0·748
Kohlensäure	1·520	1.545.

Die aus den beobachteten Zeiten berechneten specifischen Gewichte der Gase stimmen mit den wahren Werthen in befriedigender Weise überein. Man darf desshalb folgenden Satz aussprechen: Der Druckausgleich zwischen Atmosphäre und der in den Athemhöhlen der Spaltöffnungen des Agaveblattes enthaltenen Luft erfolgt durch Effusion.

Der Druckausgleich durch die Spaltöffnungen erfolgt nicht immer so rasch wie in dem angeführten Falle. Mit dem Kleinerwerden der Spalten der Stomata wächst die Zeit für den Ausgleich bestimmter Druckdifferenzen und der von Sachs ausgesprochene Satz, demzufolge der Ausgleich zwischen äusserer und innerer Luft ungemein langsam von statten geht, wird zur Wahrheit. Für diesen Fall führe ich folgendes Beispiel an. Die untere Oberhaut des Blattes der *Saxifaga sarmentosa* lässt sich bekanntlich

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

leicht in grossen Stücken abziehen und ist desshalb zu dem Versuche sehr geeignet, nur muss man mit Zartheit im Experimente verfahren, da die Haut leicht zerreisslich ist. Die Elemente dieser Oberhaut bieten bekanntlich einen sehr schönen Fall von Polymorphie dar. Die Oberhautzellen sind entweder gross und in der Flächenansicht polygonal, oder klein und tief gebuchtet. Die letzteren bilden kleine Inseln im übrigen Gewebe, und in diesen Inseln treten die sehr kleinen und mit engem Spalt versehene Stomata auf. Im imbibirten Zustande hat die Spalte bei einer Länge von circa 0.015 eine Breite von durchnittlich 0·0039 und eine mittlere Querschnittsfläche von 0.00003 Quad.-Mm. Die durch diese engen Spalten vor sich gehende Effusion ist so schwach, dass bei einem Druckunterschiede von 760—70 Mm. — wenn also die Quecksilbersäule 70 Mm. hoch im T-Rohre steht — ein so langsames Sinken eintritt, dass es Minuten hindurch gar nicht kenntlich ist. Man muss stärkere Unterdrucke anwenden, um das Effusionsgesetz hier ausfindig zu machen. Saugt man beispielweise das Quecksilber 200 Mm. hoch empor und lässt es auf 180 sinken, so erhält man leicht bestimmbare Zeitwerthe, welche den Quadratwurzeln aus den Dichten der Gase nahezu proportional sind. Je kleiner die Druckdifferenzen werden, desto undeutlicher wird das Gesetz der Effusion, weil sich für die Höhe der Quecksilbersäule nahezu stationäre Werthe herausstellen.

Versuche, die ich mit anderen Oberhäuten von *Allium*-, *Begonia*-Blättern etc. anstellte, hatten dasselbe Ergebniss. Der oben ausgesprochene Satz, dass durch die Spaltöffnungen der Druckausgleich nach dem Gesetze der Effusion erfolgt, hat somit, soweit meine Erfahrung reicht, allgemeine Geltung.

Diese meine Beobachtungen stehen zum Theile in Widerspruch mit Barthélémy's Angabe,[1] denen zu Folge die Spaltöffnungen keine Gase austreten lassen, wenn der Druck in den Intercellularen des Blattes kleiner ist, als der der Atmosphäre, und nur ausnahmsweise, wie dies die Spaltöffnungen von *Nelumbium speciosum* zeigen, erfolgt auch unter diesen Verhältnissen ein Druckausgleich. In meinen hier mitgetheilten Versuchen war aber der Druck der Atmosphäre stets ein grösserer als der unterhalb der

[1] De la respiration et de la circulation des gaz dans les végétaux. Ann. des sc. nat. V. Ser. 1874, p. 131—176.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Spaltöffnungen. Es scheint als hätte Barthélémy mit zu geringen Druckdifferenzen gearbeitet, denn bei kleinem Druckunterschiede hat es, wie ich schon mittheilte, den Anschein, als würde kein Gas effundiren; steigert man aber dann durch Hebung der Quecksilbersäule in der T-Röhre den Druckunterschied zwischen äusserer und innerer Luft, so tritt sofort sichtlich ein Einströmen der Luft ein. In wieweit Barthélémy's Angabe, dass bei geringerem inneren Drucke die Spalten der Stomata sich schliessen, berechtigt ist, soll hier nicht erörtert werden. Es sei hier nur eine kurze Bemerkung gestattet. Bei kleinen Druckdifferenzen scheint, wenn die Spalten der Stomata sehr enge sind, wie schon erwähnt, keine Effusion der Gase stattzufinden; die Quecksilbersäule wird nahezu stationär und es hat in der That den Anschein, als hätten sich in Folge des geringen inneren Druckes die Spalten geschlossen. Saugt man nun weiter das Quecksilber hinauf, vermindert man also noch weiter den inneren Druck, so strömt Gas sehr lebhaft ein. Hier dürfte doch wohl nicht angenommen werden, dass die Spalten noch geschlossen sind, und doch müsste dies nach Barthélémy der Fall sein, da der innere Druck verringert wurde.

Ob durch die Membranen der Oberhautzellen Luft bei der Druckfiltration hindurch geht, wie durch die Wände der Hollundermarkzellen, geht aus dem oben mitgetheilten Versuche nicht mit Bestimmtheit hervor. Die Frage bleibt noch unentschieden. So viel aber lässt sich doch aussprechen, dass, wenn durch diese Membranen bei Druckunterschieden Luft thatsächlich filtriren sollte, die Menge derselben im Vergleiche zu der durch Effusion austretenden jedenfalls eine sehr kleine sein müsste.

Zusammenfassung der Resultate nebst einigen Schlussbemerkungen.

Aus den mitgetheilten Untersuchungen geht Folgendes hervor:

1. Es gibt Gewebe, welche selbst bei grossen Druckunterschieden für Luft undurchlässig sind. (Lenticellenfreies Periderm.)

2. Das Ein- und Ausströmen der Luft durch Spaltöffnungen erfolgt durch Effusion, indem die Zeiten für den Ein-, beziehungs-

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

weise Austritt eines bestimmten Gasvolums der Quadratwurzel aus der Dichte der angewendeten Gase proportional sind.

Barthélémy's Angabe, dass bei schwächerem inneren Gasdrucke die Spaltöffnungen sich schliessen, kann, wenigstens nicht als regelmässig auftretender Fall, aufrecht erhalten werden.

3. Im gefässlosen Holze erfolgt der Ausgleich des Gasdruckes durch die Membranen hindurch. Am raschesten tritt der Ausgleich in axialer, am langsamsten in radialer Richtung ein. Die zarte Tüpfelhaut lässt die Gase entweder weitaus leichter als die übrigen Partien der Wand passiren, oder es gehen die Gase nur durch erstere hindurch.

Der Durchtritt der Gasmoleküle durch die Membranen der Holzzellen erfolgt nicht durch Transpiration, sondern ist ein complicirter Vorgang, bei dem Absorption durch colloidale Wände und Effusion im Spiele sind. Erstere gibt destomehr denAusschlag, je stärker die Zellwand imbibirt ist.

Im gefässführenden Holze erfolgt der Druckausgleich in axialer Richtung ausserordentlich rasch und fast ausschliesslich durch Transpiration, in tangentialer und radialer Richtung langsam, und nur durch die Membranen hindurch.

4. Im luftführenden Parenchym strömt bei Druckausgleich ein Theil der Luft durch die Intercellulargänge (Capillaren) ein, ein anderer geht durch die geschlossenen Membranen und zwar vorwiegend oder ausschliesslich durch die unverdickt gebliebenen Membrantheile, welche die Poren verschliessen. Der Vorgang ist also ein complicirter und spielt bei demselben die Transpiration eine grosse Rolle.

Die Form der Zellen, die Länge der Intercellulargänge und die Verdickungsweise der Zellen bedingen, dass im Hollundermarke der Druckausgleich in querer Richtung rascher als in axialer erfolgt. Auch ist es in der verschiedenen Verdickungsweise der Zellen gelegen, dass beim Hollundermark der Druckausgleich innerhalb eines Internodiums langsamer als von einem Internodium zum andern erfolgt.

5. Je stärker eine Parenchym- oder Holzzelle mit Wasser imbibirt ist, desto langsamer erfolgt der Druckausgleich. Es verhalten sich diese Zellen so wie Thonzellen, welche im trockenen

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Zustande Gase rasch, in mit Wasser durchdrungenem Zustande nur schwer durchlassen.

6. Während die Wand der Parenchym- und der Holzzelle mit der Abnahme von Wasser für Gase durchlässiger wird, zeigt die Peridermzelle ein umgekehrtes Verhalten. Letztere enthält in jugendlichen Entwicklungsstadien Flüssigkeit und ist im ausgebildeten lufthaltig. So lange die Wand noch imbibirt ist, dringen Flüssigkeitsmoleküle durch dieselbe hindurch und in Dampfform nach Aussen. In diesem Zustande dringt die Luft in die Zellwand ein. Mit dem Eintrocknen der Korkzellenwand geht eine Veränderung im molekularen Baue derselben vor sich, welche schliesslich dahin führt, dass selbst bei grossen Druckunterschieden der Durchtritt der Gase durch die Zellmembranen verhindert wird.

7. Es wurde für den Hollunder festgestellt, dass die am Stamme desselben vorkommenden Lenticellen auch im Winter nicht geschlossen sind, was der herrschenden Ansicht widerspricht.